



TITLE:

# 針葉樹仮道管膜の形成と構造 : 2次膜の交差・移行構造

AUTHOR(S):

今村, 祐嗣; 原田, 浩; 佐伯, 浩

---

CITATION:

今村, 祐嗣 ...[et al]. 針葉樹仮道管膜の形成と構造 : 2次膜の交差・移行構造. 京都大学農学部演習林報告 1972, 44: 183-193

ISSUE DATE:

1972-12-25

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/191529>

RIGHT:

# 針葉樹仮道管膜の形成と構造

—— 2 次膜の交差・移行構造 ——

今村 祐嗣・原田 浩・佐伯 浩

Electron Microscopic Study on the Formation and Organization  
of the Cell Wall in Coniferous Tracheids

——Crisscrossed and Transition Structures in the Secondary Wall——

Yuji IMAMURA, Hiroshi HARADA and Hiroshi SAIKI

## 目 次

要 旨 .....	183	3. 結果と考察 .....	184
1. まえがき .....	183	引用文献 .....	188
2. 材料と実験方法 .....	184	Résumé .....	188

## 要 旨

形成過程にある仮道管膜を順次その内表面から追跡していく方法を用いて、アカマツ春材仮道管の 2 次膜における交差および移行構造について観察を行なった。その結果、2 次膜形成においてはミクロフィブリル配向を一にするミクロラメラ〔1 ミクロフィブリルのならび〕が、細胞膜内表面上に順次堆積していくのがみられる。 $S_1$  においては細胞軸にほぼ直角の傾角をもつミクロラメラが、ミクロラメラ相互間で多少その傾角を変えながら 100 枚前後堆積する。この際、同一傾角をとるミクロラメラの枚数が一定でないため、ミクロフィブリルはあるときは交差して、またあるときは単一方向に配向しているように観察される。また  $S_1$  と  $S_2$ ,  $S_2$  と  $S_3$  との間には順次その傾角を変えていく移行構造がみられた。

## 1. ま え が き

1934 年の BAILEY<sup>1)</sup> による古典的研究にはじまった木材細胞膜（ここで問題とする cell wall に対して、cell membrane と区別するため“細胞壁”という用語が最近是一般化してきているようであるが、木材学会の用語に照らして慣用的に“細胞膜”と呼んでおく。以下、仮道管膜、1 次膜、2 次膜についてもこれに準ずる）の膜層構成およびミクロフィブリルの配向に関する研究は、電子顕微鏡によりさらに大きな貢献をもたらされた。これらの研究より細胞膜の 2 次膜は外層  $S_1$ 、中層  $S_2$ 、内層  $S_3$  の 3 層構造より成っていることは広く認められている。しかし 2 次膜の膜層構成において未だ問題となっているのは、一つは  $S_1$  と  $S_3$  の構造であり、もう一つは  $S_1$  より  $S_2$  へ、 $S_2$  より  $S_3$  への移り変わりの構造である。 $S_1$  については、一方でミクロフィブリルが細胞軸に直角に配向する横巻き構造をとるといわれているが、他方交差する数枚の sublayer — ラ

メラよりなるともいわれ、後者の場合  $S$ -ヘリックスのラメラと  $Z$ -ヘリックスのラメラが交差しているとされた。また  $S_3$  の構造も不明確で、ある研究者は横巻き配向であるとしたが、 $0 \sim 6$  枚の  $S_1$  と同様な交差するラメラを数えている報告もある。

さらに原田らによると、 $S_1$  と  $S_2$  の間、 $S_2$  と  $S_3$  の間には、ミクロフィブリルの傾角が順次変化しついに逆転するような、いわゆる移行構造の存在が唱えられている。しかし膜層構成におけるこのような交差構造や移行構造の観察は偶然の場合が多く一般的でなかった。

最近、DUNNING<sup>10)</sup> はこのように複雑な膜層構成を明らかにするための方法として、microdissection 法を提案し *Pinus palustris* の夏材仮道管に適用した。この結果、 $S_1$  はミクロフィブリル傾角が順次移行する  $S$  および  $Z$  ヘリックスのいくつかのラメラから成ること、 $S_3$  は時計方向ついで反時計方向に回旋する12枚のラメラより成るとした。さらに  $S_1$  より  $S_2$  へ、 $S_2$  から  $S_3$  への変化においてラメラは少しずつ傾角を変えて堆積したと見なすべきであるとした。

一方 WARDROP と HARADA は分化中の細胞を用いて、オートラジオグラフィ・偏光顕微鏡で膜物質の堆積されていく様子を研究し、ラメラ形成が1細胞中で中央部より先端に向かって順次進行していくと考えた。筆者らはこの研究に示唆を受け、複雑な膜層構成を膜層のつくられる過程の追跡から研究しようとした。この報文では新生された仮道管膜の内表面の観察からとらえた、 $S_1$  と  $S_3$  の交差構造および  $S_1$  と  $S_2$  の間、 $S_2$  と  $S_3$  との間の移行構造についてその結果を述べる。

なお供試木の使用に便宜をはかっていただいた京都大学農学部附属演習林の諸氏、実験やとりまとめに協力してくださった木材構造学研究室の諸氏に心より感謝します。

この報告の概要は第22回日本木材学会大会 (1972. 4・東京) で口頭発表した。

## 2. 材料と実験方法

京都市左京区、京都大学農学部附属演習林 上賀茂試験地植栽の約40年生のアカマツ (*Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC.) の春材仮道管を材料として用いた。実験方法については前報<sup>11)</sup> で述べたので概略のみを記すと、まず分化中の仮道管を含む木材ブロックを切り出し、これを細胞内容物の内壁面付着を防ぐためショ糖の高張液で原形質分離処理をする。ついで瞬間的に凍結し凍結ミクロームで柁目切片を作製し、凍結乾燥する。これより白金・パラジウムでシャドウイングしたカーボン1段レプリカを得、電子顕微鏡 (JEM 7) で観察した。

## 3. 結果と考察

### 3-1 2次膜におけるミクロフィブリルの堆積

新生された仮道管膜を内表面から観察すると、最内層の新しく形成されたミクロフィブリルはつねに同一方向に並んでラメラをなしているのがみられる。一つの例として Plate 1 に  $S_1$  形成中の仮道管膜内表面のレプリカ写真をしめす。ここで最内層に配向しているのが新しく堆積したミクロフィブリルで、これらはある間隔をとって同一の方向に配向し、下の層とはミクロフィブリルの傾角を異にしている。したがって仮道管の2次膜においてミクロフィブリルは個々に不規則に堆積するのでなく、同一方向に並んだミクロフィブリルよりなるラメラとして堆積していくといえる。このラメラでは各々のミクロフィブリルは約  $700 \sim 800 \text{ \AA}$  という間隔で並んでいるが、従来の概念のラメラより大変薄い——1ミクロフィブリル厚に相当する——ということで、ここでは“ミクロラメラ”と呼ぶ。このミクロラメラが基本となって膜が堆積していくようすはこの  $S_1$  ばかりでなく、 $S_2$  や  $S_3$ 、さらに移行部分においても観察された。

WARDROP<sup>9)</sup>と HARADA<sup>9)</sup>は前出の研究で分化中の1つの細胞の内表面上において、ラメラの形成が細胞の中央部から先端に向かって逐次進行するという仮説を提案した。これが事実とすれば、マイクロフィブリル傾角の異なる種々のラメラを1つの内表面上にとらえられるはずである。Plate 2は $S_1$ 形成中と思われる仮道管内表面であるが、たまたまマイクロフィブリル傾角の異なる3つのミクロラメラが1つの仮道管膜上に観察されたものである。ここではまず(1)というミクロラメラが堆積され、その上に(2)という傾角の異なるラメラ、ついで(3)という順に仮道管膜上を一方向に堆積していく様子をあらわしている。細胞内容物の残渣が各々のラメラの境界をまたいで付着しているのがみられ、この観察が別離などに伴うアーティファクトではなく膜形成の一局面をとらえたものであることは明らかである。WARDROPと HARADAによれば $S_1$ 形成中の仮道管では $S$ -ヘリックスと $Z$ -ヘリックスのラメラが交互に堆積するということであるが、Plate 2では(1)はほぼ細胞軸に直角、(2)は(1)とは少し傾角を変え、(3)はさらに傾角を変えている。このような観察から考えられる $S_1$ の構造については次項で述べる。なお Plate 2において、(1)の上に(2)のラメラが堆積すると、その上に(3)のラメラが約 $7\sim 8\mu$ の距離を置いて形成されている。それゆえミクロラメラは内表面上をこの間隔を保って進行していくと考えられる。かれらは *Eucalyptus regnans* の $S_2$ 形成中の細胞膜について位相差 (phase difference) を測定し、約 $20\mu$ の間隔でラメラが進行するとしているが、ラメラ厚を $300\text{\AA}$ に仮定した上でのことであり一概に論じることはできない。このように Plate 2では細胞の中央から先端へまたは先端から中央へという方向は明らかでないが、ラメラが進行して形成されるという仮説の妥当性を裏づけていると思われる。

### 3-2 $S_1$ , $S_3$ における交差構造

波状のマイクロフィブリル配向をしめす1次膜内層( $P_1$ )に続いて、仮道管膜には細胞軸にほぼ直角に近い傾角をもつ2次膜外層 $S_1$ が堆積する。Plate 3はこういう $P_1 \rightarrow S_1$ の移り変わりの際におけるマイクロフィブリルの堆積のようすをしめている。横に波状配向しているのが $P_1$ で、それをひき伸したように $S_1$ のマイクロフィブリルが重なって堆積している。

試料の採取日時によっても相違はあるが、このアカマツの分化帯では3~4細胞の $S_1$ 形成中の仮道管をとらえることができた。Plate 4, Plate 5はいずれも $S_1$ 形成中の仮道管内表面をみたものである。Plate 4ではマイクロフィブリルは概して細胞軸に直角に近い配向をし、いわゆる横巻き構造をしている。ところが Plate 5においては、最内層の一番新しく堆積したミクロラメラは、その下のすでに形成された層とはマイクロフィブリル傾角を変え交差しているのが観察できる。Plate 5の最内層のミクロラメラにおいて、マイクロフィブリルが集合しているところもあるが、下の層とは明らかに傾角を相違している。Plate 4と Plate 5とを比較すると同じ $S_1$ 形成中の仮道管内表面であっても、あるときは交差構造として、またあるときは横巻き構造としてみられる。ただしここでいう交差構造とは、新しく堆積したラメラが下の層とは単にマイクロフィブリル傾角を異にしているときに観察される構造を指している。従来交差構造といわれてきたのは、 $S$ -ヘリックスのラメラと $Z$ -ヘリックスのラメラが交互に存在する構造のことであり、この場合はむしろ斜交構造<sup>4)</sup>という方が妥当であるかもしれない。しかしここではラメラが単に傾角を変えて堆積しているだけのときもふくめて広く“交差構造”と呼んでおく。

Plate 4, Plate 5の両構造が $S_1$ 形成の時期にかかわらず不規則に観察できることについて、つぎのように説明できると考えられる。 $S_1$ 形成において基本となるのは、前述した細胞軸に直角に近い傾角をとるミクロラメラである。このミクロラメラが何枚か同一方向に堆積すると、それは横巻き構造として観察される (Fig. 1 a $\rightarrow$ b $\rightarrow$ c)。この際ミクロラメラそれ自体は coarse な構造



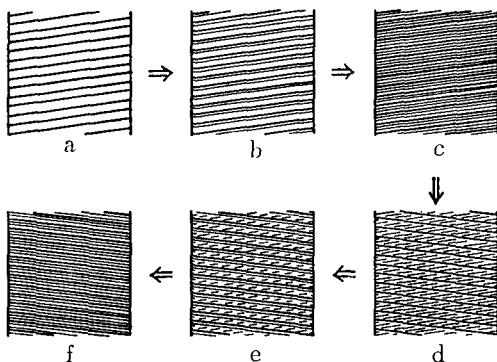


Fig. 1. Diagrammatic representation of the deposition of microlamellae in the  $S_1$  layer from the surface view.

観察される (Fig. 1 e→f)。この c から d の傾角の変化はランダムで、また  $S$ -ヘリックスと  $Z$ -ヘリックスが交互に形成されるわけでもない (Plate 1, 2, 4, 5)。なお、同一傾角をとるマイクロラメラの数を模式図では 3 枚としたが、実際はもっと多いと考える方が妥当であろう。

つぎに一体このマイクロラメラが  $S_1$  において何枚堆積しているかについて考察する。筆者らはアカマツ春材仮道管の有縁膜孔の形成を観察し、 $S_1$  のマイクロラメラが順次堆積し最終的な大きさまで膜孔縁が成長するようすをみた。その際膜孔縁ではマイクロラメラを成すマイクロフィブリル

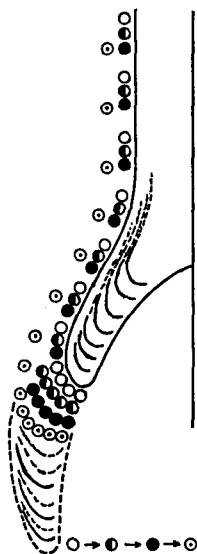


Fig. 2. Diagrammatic representation of the deposition of microlamellae in the  $S_1$  layer from the sectional view. Microlamellae contribute to the scale-like texture in the pit border. Each dot shows a microfibril.

であるため、同一傾角のマイクロラメラが堆積するときは、先に形成されたマイクロフィブリル間に入って堆積すると考えられる (Fig. 2 の膜孔以外の仮道管膜のようすを参照)。ある程度マイクロフィブリル間を埋めるように堆積されると、さらに同一傾角のマイクロラメラが堆積しても、今度はその上のように形成されるであろう。つぎに傾角の異なるマイクロラメラが堆積すると、Fig. 1 の d のように交差構造として内表面からはとらえることができる。しかし再びこの新しく堆積したマイクロラメラと同じ傾角のマイクロラメラがその上に何枚か堆積すると、再び横巻き構造として

凝集され、断面でみられるウロコ状のパターンが現われることをしめした。すなわち Fig. 2 で、膜孔以外の部分ではマイクロフィブリル間に入りこんでいたマイクロラメラ (Fig. 2 で ● や ○ でしめされる) も、膜孔縁においては各々のマイクロラメラが一つのウロコ状のパターンを形成すると考えられる。そうするとこの膜孔縁のウロコの数と  $S_1$  のマイクロラメラの数が一致することになり、かぞえると 100 枚前後である。これらのことから  $S_1$  ではマイクロラメラが 100 枚前後、あるときは同一方向に、またあるときはすでに形成された層とは傾角を変えて堆積するものと考えられる。

仮道管内表面に堆積されるマイクロフィブリルのようすから膜層構成を考えるには、一度堆積されたマイクロフィブリルはその後の過程で配向を変えないという条件が必要であるが、2 次膜形成の上からはそう考える方が妥当であろう。そうすればこのようにして形成された  $S_1$  では、WARDROP<sup>7)</sup> のいうように約 60° のマイクロフィブリル傾角をもつラメラが  $S$ ,  $Z$  交互に堆積しているのではなく、また一般的に横巻き構造をしているのでもない。すなわち同一のマイクロフィブリル傾角をとるマイクロラメラのあつまり全体が、相互に傾角を変えていくつか堆積していると考えられる。するとここでいう同一傾角のマイクロラメラの集合が従来の概念のラメラに相当する<sup>10)</sup>と考えられ、DUNNING が microdissection した表面から観

察した順次傾角を変えているラメラもこれに相当するであろう。また前述のように同一傾角のミ

クロラメラが数枚お互いのマイクロフィブリル間に入って一平面上に堆積したものは、断面でみるとマイクロフィブリルが密に並んだラメラとなり、<sup>13)</sup> HEYN のいう“エレメンタリーラメラ”に一致すると考えられる。

つぎに  $S_3$  の構造について述べる。ここにおいても  $S_1$  と同様マイクロラメラが順次堆積して形成される。Plate 6 は  $S_3$  形成中の仮道管内表面であるが、新しく堆積されたマイクロラメラのマイクロフィブリル傾角が下の層とは  $S, Z$ -ヘリックスを異にしている。この例では典型的な交差構造として観察される。ところが Plate 7 では最内層のマイクロフィブリル配向は下の層とはヘリックスの向きが同一で、わずかに傾角を変えて堆積している。すなわち Plate 7 ではマイクロラメラが徐々に傾角を変えて堆積している様子がうかがえる。この  $S_3$  におけるマイクロラメラ相互間の傾角の変化は  $S_2$  に近いところは大きく、内層に近くなるにつれて小さくなる傾向がうかがえた。そして  $S_3$  形成の終り頃には細胞軸にほぼ直角に配向する。このように  $S_3$  は  $S_1$  と同じ堆積様式をとるが、ただ  $S_3$  の各々のマイクロラメラにおいて、マイクロフィブリルは  $S_1$  ほど規則的に並んでいない。また  $S_1$  では同一傾角のマイクロラメラがいくつか堆積したが、 $S_3$  では絶えず傾角を変えて堆積するように観察される。

### 3-3 移行構造

Plate 8 は分化段階にある隣接する3細胞の内表面をしめしたものである。左端の仮道管では膜孔縁の成長がほぼ完了し、 $S_1$  堆積の終り頃をしめしている。順次右へ移るにしたがい分化段階が進行し、 $S_2$  へと変わっていく。すると左端に続くつぎの仮道管では  $S_1$  と  $S_2$  の中間のマイクロフィブリル傾角のマイクロラメラが堆積しているのが観察され、 $S_{12}$  といういわゆる“移行層”形成中のものである。こういう分化中の仮道管の radial file を順次追跡することによって移行層の存在を確かめることはできるが、移行層形成中と思われる一つの仮道管内表面に注目してもその存在は明らかである。Plate 9 で短い矢印をうってあるのが新しく堆積したマイクロラメラで、下の層とはマイクロフィブリル傾角を変えて  $S_2$  へと移行していくようすをしめしている。Plate 10 は今度は  $S_2$  の上に  $S_{23}$  という  $S_3$  への移行層が堆積したものである。この  $S_{23}$  という移行層では、 $S_{12}$  が徐々に傾角を変えているのに比べて、 $S_2$  から傾角を大きく変化させて  $S_3$  へと移り変わっている場合が多く観察された。<sup>9), 10)</sup> そこで化学処理などにおいて、 $S_3$  のみが細胞膜より別離する傾向があるといわれてきたのは、 $S_2$  と  $S_3$  との間でマイクロフィブリル傾角が大きく変化しているためではないかと推定される。

これらより  $S_1$  と  $S_2$ ,  $S_2$  と  $S_3$  の間にはマイクロフィブリル傾角が  $S_2$  へ、あるいは  $S_3$  へと順次変わっていくマイクロラメラが存在することは明らかである。しかし  $S_1$  と  $S_{12}$  とは境界をつけることが困難で、ここでは細胞軸に直角に近い傾角をとるマイクロラメラより成る部分を  $S_1$  と考え、 $S_2$  への移り変わりの部分を  $S_{12}$  としたが、 $S_{12}$  は  $S_1$  からの連続した層で別の見方をすれば  $S_{12}$  をも  $S_1$  の中にふくめることができる。そうすれば DUNNING のいう  $S_1$  の構造と近くなってくる。これは  $S_{23}$  と  $S_3$  の間の関係についてもいえる。

この研究ではマイクロラメラがいろいろの配向で堆積され、その結果として2次膜の膜層が構成されることをしめた。Plate 2 よりラメラ進行の考え方は妥当であると思われるが、種々のラメラが1つの膜上に堆積した状態をとらえることは容易でなかった。これはマイクロフィブリル傾角が同じか、近いばあいはラメラが重なっていても境界を見出し難いことにも一因があると思われる。<sup>14)</sup> また樹木の細胞膜の形成が外的要因に左右されているという報告もあり、そういうことも考慮する必要があるだろう。もし容易に1つの膜内表面上にいろいろの膜層を観察できれば、複雑な膜層構成がより明らかになるであろう。

## 引用文献

- 1) KERR, T. and BAILEY, I. W.: The Cambium and its Derivative Tissue, No. X, Structure, Optical Properties and Chemical Composition of the so-called Middle Lamella. J. Arnold Arboretum, **15**, 327-349, (1934)
- 2) 古谷雅樹他編：植物生理学講座 **3**, 「生長と運動」, 朝倉書店, 10p, (1971)
- 3) 日本木材学会組織用語委員会：国際木材解剖用語集, 木材誌, **8**, 213-229, (1962)
- 4) 原田 浩・宮崎幸男・若島妙子：木材の細胞膜構造の電子顕微鏡的研究, 林試研報, No. 104, (1958)
- 5) MEIER, H.: Über den Zellwandabbau durch Holzvermorschungspilze und die submikroskopische Struktur von Fichtentracheiden und Birkenholzfasern. Holz Roh-u. Werkstoff, **13**, 323-338, (1955)
- 6) EMERTON, H. W. and GOLDSMITH, V.: The Structure of the Outer Secondary Wall of Pine Tracheids from Kraft Pulp. Holzforsch., **10**, 108-115, (1956)
- 7) WARDROP, A. B.: The Organization and Properties of the Outer Layer of the Secondary Wall in Conifer Tracheids. Holzforsch., **11**, 102-110, (1957)
- 8) PANSIN, A. J., de ZEEUW, C. and BROWN, H. P.: Textbook of Wood Technology (2nd ed.), McGraw-Hill, New York, 643p., (1964)
- 9) WARDROP, A. B. and HARADA, H.: The Formation and Structure of the Cell Wall in Fibres and Tracheids. J. Exp. Botany, **16**, 356-371, (1965)
- 10) DUNNING, C. E.: The Structure of Longleaf-Pine Latewood. 1. Cell Wall Morphology and the Effect of Alkaline Extraction. Tappi, **52**, 1326-1335, (1969)
- 11) 今村祐嗣・佐伯 浩・原田 浩：分化中の木部細胞内表面の電子顕微鏡観察法, 京大演報, **43**, 303-308, (1972)
- 12) IMAMURA, Y. and HARADA, H.: Electron Microscopic Study on the Development of the Bordered Pit in Coniferous Tracheids. Wood Sci. and Tech. (in print)
- 13) HEYN, A. N. J.: The Elementary Fibrils and Supermolecular Structure of Cellulose in Soft Wood Fiber. J. Ultrastructure Res., **26**, 52-68, (1969)
- 14) BOBÁK, M. and NEČSÁNÝ, V.: Changes in the Formation of the Lignified Cell Wall Within a Twenty-four Hour Period. Biologia Plantarum (Praha), **9**, 195-201, (1967)

## Résumé

The method for observing the inner surface of differentiating tracheids was developed in order to study the formation and organization of the secondary wall in coniferous tracheids. It is the purpose of this paper to detect generally the crisscrossed lamellar structure in the  $S_1$  and  $S_3$ , and the "transition" lamellae between the  $S_1$  and  $S_2$  and between the  $S_2$  and  $S_3$ , both of which have not been resolved in previous studies. The preparation method for replication was the same as that was described in the preceding paper and the tracheids studied were from springwood of *Pinus densiflora* S. et Z. In the inner surface of the developing secondary wall, microfibrils were found to be deposited to form the "microlamella" in which the microfibrils lie parallel to each other. They have a constant distance of about 700~800Å (Plate 1). The progressive development of successive microlamellae was observed in the inner surface of one tracheid forming the  $S_1$  layer (Plate 2). This observation confirms the hypothesis of Wardrop and Harada that the secondary wall formation begins near the middle of the fiber and proceeds towards the ends. In the  $S_1$  layer if some microlamellae of the same microfibril orientation are deposited, simple helical orientation will be detected (Plate 4, Fig. 1 c), but if newly deposited microlamellae go through a small change in orientation, the crisscrossed structure will be observed (Plate 5, Fig. 1 d). Though several microlamellae are deposited in the same direction as the new one, simple helical orientation will appear again (Fig. 1 f). So the crisscrossed appearance is observed, not only because successive lamellae have

alternating right- and left-hand spirals, but also because the newly deposited microlamellae have the small changes in fibril orientation from the underlying lamellae. The number of microlamellae of the  $S_1$  is supposed to be about 100 as determined by observing the scale-like texture of the pit border in cross sectional view (Fig. 2). The  $S_3$  was shown to be composed of microlamellae with varying amounts of shift in orientation. And also the change of orientation appeared to decrease as the formation of the  $S_3$  terminates (Plates 6 and 7). But the arrangement of microfibrils in a microlamella of the  $S_3$  is not as good as that in the  $S_1$ . The transition lamellae were observed where the microfibrillar orientation exhibits a stepwise transition into the orientation of the next layer between the  $S_1$  and  $S_2$  and between the  $S_2$  and  $S_3$  (Plates 8, 9 and 10). It is observed that the transition from  $S_1$  to  $S_2$  is gradual while from  $S_2$  to  $S_3$  is abrupt.

## Description of Plates

In the plates, the longitudinal cell axis is parallel to the long edge of the page.

Plate 1. A direct carbon replica of the radial inner surface of the  $S_1$  layer in a differentiating tracheid showing the newly deposited "microlamella".

Plate 2. Similar to Plate 1., but showing the progressive development of successive microlamellae ((1)→(2)→(3)).

Plate 3. A direct carbon replica of the radial inner surface in a differentiating tracheid showing the initiation of the  $S_1$  layer formation.

Plate 4. Similar to Plate 3. showing the microfibrillar orientation of the newly deposited microlamella crossing with that of the underlying microlamellae in the  $S_1$  layer.

Plate 5. Similar to Plate 3. showing the simple helical orientation in the  $S_1$  layer.

Plate 6. Similar to Plate 3. showing the successive microlamellae having alternating right-and left-hand spirals in the  $S_3$  layer.

Plate 7. Similar to Plate 3. showing the newly deposited microlamella exhibiting a small change in fibril orientation from the underlying lamellae in the  $S_3$  layer.

Plate 8. A radial file of differentiating tracheids showing the orientation of the  $S_1$  (left side), transition lamellae and the  $S_2$  (right side).

Plate 9. A direct carbon replica of the radial inner surface in a differentiating tracheid showing the transition microlamellae between the  $S_1$  and  $S_2$ . The orientation of a newly deposited microlamella is designated with short arrows and underlying one with a long arrow.

Plate 10. Similar to Plate 9. showing the abrupt transition from  $S_2$  to  $S_3$ .

